Zur Kenntniss der motorischen Functionen des Lendenmarks der Taube.

Von Dr. J. Singer,

Assistenten der zweiten medizinischen Klinik zu Prag.

(Aus dem deutschen physiologischen Institute der Prager Universität.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 6. März 1884.)

Seitdem Legallois im Jahre 1811 durch den Ausspruch, dass das Princip der Empfindung und Bewegung eines jeden Gliedes von dem Theile des Rückenmarks abhänge, aus welchem dasselbe seine Nerven beziehe,[1] der Auffassung des Rückenmarks als selbstständigen Centralorgans Bahn gebrochen hatte, wurde die Bedeutung desselben für die Ortsbewegungen der Thiere und des Menschen zu verschiedenen Zeiten von verschiedenen Forschern hervorgehoben. So war Johannes Müller der Ansicht, dass die Gruppirung gewisser Bewegungen, wie Flexion, Extension, Sprung, im Rückenmark vorgebildet sei, welche Bewegungen auch ohne willkürliche Intention vom Rückenmark ausgeführt werden könnten.[2] Später sprach besonders Schröder van der Kolk die Vermuthung aus, dass bestimmte Ganglienzellengruppen des Rückenmarkes functionell zusammengehörig seien, so dass die Innervation durch eine einzige oder wenige vom Gehirn herabsteigende Fasern genügend sei, den im Rückenmark vorgebildeten Bewegungscomplex auszulösen.[3] Diese Ansicht stützte sich zum Theil auf rein theoretische Reflexionen,

---

[1] Expériences sur le principe de la vie 1812.

[2] Handbuch der Physiologie 1835, S 801.

[3] Bau und Functionen der Med. spinalis und oblongata. 1859, S. 59.

zum Theil auf Beobachtungen, welche hauptsächlich am decapitirten Frosch, dem klassischen Reflexpräparate, angestellt worden waren. Wohl kannte schon de la Mettrie im Jahre 1748 die Thatsache, dass ein geköpfter Vogel noch im Vollbesitze seiner Locomotionsbewegungen sei, indess bot die exacte experimentelle Untersuchung der motorischen Functionen des Rückenmarks der höheren Wirbelthiere so grosse Schwierigkeiten, dass es der neuesten Zeit vorbehalten blieb, ein für die Untersuchung dieser Frage verwerthbares Versuchsmaterial beizubringen. Insbesondere waren es die Arbeiten von Goltz, in denen darauf aufmerksam gemacht wurde, wie man genöthigt sei, einen oft langen Zeitraum nach der Durchschneidung des Rückenmarks der höheren Thiere verstreichen zu lassen, um die Reflexfunctionen des abgetrennten Markstückes genau kennen zu lernen, wie dann aber die anfängliche erscheinungsarme Paralyse des Hinterkörpers einem überraschenden Reichthume von complicirten Bewegungsphänomenen Platz mache. Die von der Schnittwunde ausgehenden Reize sind es nach Goltz, welche, wie er sich ausdrückt, einen hemmenden Einfluss auf die Reflexfunctionen des abgetrennten Markstückes ausüben und das Auftreten der später zu beobachtenden Phänomene verzögern.

Während Goltz nun an Hunden, welche eine Rückenmarksdurchschneidung genügend lange Zeit überlebt hatten, eine Reihe von Thatsachen beobachtete, welche den Nachweis lieferten, dass das abgetrennte Lendenmark insbesondere die Functionen des Urogenitalsystems als selbstständiges Centralorgan beherrsche machte sein Schüler Freusberg an den Hinterextremitäten solcher gelähmter Thiere eine Reihe von Wahrnehmungen, welche von hohem Interesse für die Bedeutung des Rückenmarks als motorischen Centralorgans zu sein scheinen.[1]

An Hunden, welche die erwähnte Operation durch längere Zeit überlebten, beobachtete Freusberg insbesondere beim Aufheben des Thieres scheinbar spontan eintretende Bewegungen, welche in einem rhythmischen Beugen und Strecken der gelähmten Hinterextremitäten bestanden, so zwar, dass entweder das eine Bein eine Reihe von rhythmischen Beuge- und Streckbewegungen

---

[1] Pflüger's Archiv 1874.

machte, an denen das andere nur unregelmässig Theil nahm, oder dass die Beine regelmässig in diesem rhythmischen Strampeln abwechselten, oder dass endlich gleichzeitig mit der Beugung des einen Beines das andere gestreckt wurde und umgekehrt. Diese Bewegungen, von Freusberg direct mit Gehbewegungen verglichen, konnten durch verschiedene sensible Reize gehemmt werden. Erstens machte jeder kräftige, an einer beliebigen Hautpartie des gelähmten Hinterkörpers, so z. B. durch Kneipen des Schwanzes gesetzte Reiz den Bewegungen ein Ende, weiterhin genügten aber auch gelinde Erregungen einer grossen Hautfläche, wie sanftes Anlegen der Hand oder leises Streichen der Oberschenkelhaut, um den gleichen Effect auszuüben. Von grösster Wichtigkeit aber ist folgender von Freusberg beobachteter Hemmungsmodus: Wenn von den regelmässig strampelnden Beinen das eine plötzlich in einer Stellung festgehalten wurde, welche nicht die dem Contractionsgrade der Muskeln entsprechende war, so sistirten die Bewegungen sofort, hingegen konnten sie bei völliger Ruhe des Versuchsthieres durch passive Extension oder Flexion der ruhig herabhängenden Extremitäten in voller Regelmässigkeit hervorgerufen werden. Da nun Freusberg diese Versuche an Hunden, denen der Ischiadicus einseitig am Oberschenkel durchschnitten worden war, deren Pfote also der Sensibilität beraubt war, anstellte, so ist er der Ansicht, dass die beschriebenen Bewegungen sowohl ausgelöst als gehemmt werden von „Erregungen dessen, was man als Muskelgefühl bezeichnet“. [1] Indem ferner Freusberg die am isolirten Lendenmark gewonnenen Erfahrungen auf die Erklärung sämmtlicher Bewegungscyklen des intacten Individuums, welche auf einen gleichmässig andauernden Impuls erfolgen und als deren Typus er das Gehen hinstellt, anwendet, meint er, dass dieselben dadurch zu Stande kommen, „dass jede vollbrachte Einzelleistung durch eine Art von Reflex zum Geschehen der folgenden den unmittelbaren Anstoss gibt“. [2]

In der neuesten Zeit ist Luchsinger auf Grund zahlreicher Experimente für die Selbstständigkeit des Rückenmarks als

---

[1] l. c. S. 364.
[2] l. c. S. 378.

Nimmt man um diese Zeit eine Taube aus dem Käfig, so zeigt sich die jetzt hochgradig gesteigerte Reflexerregbarkeit insbesondere darin, dass die Fluchtbewegungen des Thieres, namentlich das heftige Schütteln des Vorderkörpers, wenn man das Thier an den Flügeln hält, genügen, um an dem Hinterkörper durch die besonders den frei herabhängenden Beinen mitgetheilten Bewegungen einen wahren Sturm von Reflexen auszulösen. Ebenso reagirt der Hinterkörper heftig auf Druck der Zehen sowie der Bauchhaut.

Noch bevor aber diese Steigerung der Reflexerregbarkeit eingetreten ist — und die Zeit, in der dies geschieht, ist individuell verschieden — beobachtet man oft Folgendes. Meist werden die Füsse der Thiere um diese Zeit in mässiger Flexion gehalten und zwar auch dann, wenn man sie nach der Herausnahme aus dem Käfig durch längere Zeit ruhig gehalten hat. Übt man nun auf die Zehen oder, was bei manchen Thieren vorzugsweise wirksam ist, auf das Kniegelenk, z. B. des linken Fusses einen mässigen Druck, so wird derselbe flectirt und im Gefieder versteckt, während der rechte gleichzeitig vollständig gestreckt wird. Drückt man nun die Zehen des rechten Fusses, so wird dieser flectirt und gleichzeitig der linke gestreckt. Man kann diesen Versuch bei Anwendung eines mässigen Druckes, der nicht genügt, die oben beschriebenen heftigen Reflexbewegungen auszulösen, beliebig oft wiederholen. Derselbe lässt sich bei vielen Thieren auch in folgender, für die Auffassung der Erscheinung interessanter Weise modificiren.

Bringt man, während der eine Fuss der Taube sich in Flexion, der andere in Extension befindet, seinen Finger vorsichtig zwischen die stets leicht flectirten Zehen des gestreckten Fusses, so dass dieselben ihn leicht umklammern und hebt ihn dann hinauf und nach vorne, so dass eine passive Flexion der gestreckten Extremität erfolgt, so wird gleichzeitig der andere freie Fuss gestreckt, während der passiv flectirte meist zugleich in active Flexion übergeht. Zieht man darauf letzteren wieder in die gestreckte Stellung zurück, so erfolgt Flexion des freien Fusses. Betont muss werden, dass es sich bei diesem Experiment um wirkliche active, maximale Streckung, nicht um passive Erschlaffung der flectirten Muskulatur handelt, wie man sie auch

an dem gewöhnlichen Reflexpräparat, dem decapitirten Frosch, durch Kneipen des herabhängenden Beines, während das andere flectirt ist, regelmässig hervorrufen kann.

Wenn die Reflexerregbarkeit weiter zugenommen hat, tritt folgende Erscheinungsreihe in den Vordergrund. Sobald die Thiere emporgehoben werden und die dabei etwa hervorgerufenen Reflexbewegungen sich beruhigt haben, bleiben die herabhängenden Füsse in rascher rhythmischer Bewegung, so zwar, dass in rascher Folge, bis hundert und zwanzigmal in der Minute, der eine Fuss kräftig gebeugt, der andere gleichzeitig gestreckt wird. Die Regelmässigkeit der Bewegungen wird nur manchmal dadurch unterbrochen, dass die einander streifenden Zehen Anstoss zu unregelmässigeren heftigeren Reflexen geben. Wenn sich nach einiger Zeit bei ruhiger Haltung des Thieres die strampelnden Bewegungen beruhigt haben, bei sehr erregbaren Thieren ist das fast nie der Fall, so werden die Beine gewöhnlich so gehalten, dass das eine gebeugt, das andere gestreckt ist, dabei treten meist an dem flectirten Bein oft sich wiederholende rasche kurze Streckbewegungen auf, die, ohne nachweisbaren äusseren Reiz veranlasst, immer stärker werden, bis sie zu einer kräftigen Streckbewegung geworden, eine gleichzeitige Flexion des anderen Fusses hervorrufen und so wieder in eine Reihe der oben beschriebenen rhythmischen Bewegungen übergehen. Ungünstig für das Auftreten der beschriebenen, scheinbar spontanen rhythmischen Beinbewegungen ist die nach hinten gestreckte Haltung der Beine, welche man oft an einem Theil der operirten Thiere wahrnimmt, insbesondere wenn dieselben sich in horizontaler Rückenlage befinden.

Werden an diesen Individuen die scheinbar spontanen Beinbewegungen vermisst, so eignen sie sich hingegen vorzüglich zum Studium des oben beschriebenen, durch sensible Reize auszulösenden antagonistischen Reflexes, besonders wenn sie der eigenthümlichen Gewohnheit huldigen, die man an den operirten Thieren oft beobachtet, Stunden lang auf dem Rücken zu liegen. Bei den stürmischen und unbeholfenen Versuchen, sich fortzubewegen nämlich, fallen die Thiere oft auf den Rücken, an welche Nothlage sie sich so gewöhnen, dass sie, wenn man ihnen das Futter in den Bereich ihres Schnabels bringt, selbst

Centralorgan für die verschiedensten Functionen eingetreten und hat an dem von Gehirn und Medulla oblongata getrennten Rückenmarke vieler trabgehender Thiere (Schildkröte, Hund, Katze, Ziege) jene merkwürdige Reflexcombination entdeckt, welche die functionell zusammengehörigen Extremitäten beherrscht, mit der Art und Weise der Ortsbewegung des betreffenden Thieres in Zusammenhang steht und von ihm als Trabreflex bezeichnet wird. [1]

Ich habe nun im Laufe der letzten Jahre im Laboratorium des hiesigen physiologischen Institutes an Tauben, denen das Rückenmark durchschnitten wurde, eine Reihe von Beobachtungen gemacht, die sich an die Beobachtungen Freusberg's nahe anschliessen und wegen der Klarheit und Schönheit der hier in Betracht kommenden Erscheinungen mir einer Mittheilung werth erscheinen. Da, wie bei den Hunden, sowohl nach der Raçe der verwendeten Thiere als auch innerhalb derselben Raçe individuelle Unterschiede vorkommen, so will ich die an einer grossen Reihe von Thieren gemachten Beobachtungen zusammenfassen, wobei jedoch hervorzuheben ist, dass im Wesentlichen sämmtliche Thiere ein gleiches Verhalten zeigten.

Wenn man einer Taube das Rückenmark an der Grenze zwischen Brust- und Lendenmark durchschneidet oder mit dem Glüheisen trennt, so fallen an dem gelähmten Hinterkörper eine Reihe von Erscheinungen ins Auge, die sich von der completen Lähmung, welche beim Hunde der Durchschneidung unmittelbar folgt, wesentlich unterscheiden. Im Momente der Durchschneidung beobachtet man heftige zappelnde Bewegungen an den Beinen, die Bürzelfedern sträuben sich empor, der Schwanz wird fächerförmig gespreizt, macht lebhafte wippende Bewegungen nach rechts und links, von Zeit zu Zeit lebhaftes Zappeln mit den Beinen. Diese Erscheinungen dauern an dem noch in schwacher Narkose befindlichen Thiere scheinbar ohne äussere Veranlassung durch eine Viertelstunde an; wenn sie an Intensität etwas abnehmen, so genügt oft ein leiser Druck der Zehen oder leises Kitzeln des Bürzels mit einem spitzen Instrumente, um die ganze Reihe wieder hervorzurufen. Die Beine hängen dabei, wenn sie nicht zappeln, nicht schlaff herab, sondern sind an den Leib

[1] Pflüger's Archiv 1880.

angezogen, im Gefieder versteckt. Die ersten Tage nach der Operation nehmen die Erscheinungen an Intensität etwas ab, die Thiere liegen meist mit nach hinten gestreckten Beinen im Käfig und bewegen sich mit Hilfe der Flügel und des Schnabels mühsam fort; nimmt man sie in die Hand, so hängen die Beine nur selten ganz schlaff herab, sondern befinden sich in einem meist ungleichen Grad von mässiger Flexion. Leichter Druck auf die Zehen bewirkt lebhaftes Zappeln mit den Beinen, Sträuben und Wippen des Schwanzes, worauf die Beine meist eine Zeit lang angezogen bleiben. Oft erfolgt beim Emporheben des Thieres Kothentleerung, welche durch heftiges Zappeln, Schwanzwippen und rhythmische Contractionen der Kloakenöffnung eingeleitet und von denselben Erscheinungen gefolgt wird, besonders lebhaft sind die Reflexbewegungen beim Durchpassiren des Kothballens durch die Kloakenöffnung. Die Einführung eines festen Objectes in die Kloake ist wie beim Hunde von rhythmischen Contractionen derselben begleitet.

Während in den ersten drei bis vier Tagen die Reflexbewegungen etwas geringere Intensität zeigen, als kurz nach der Durchschneidung, nehmen dieselben in den folgenden Tagen an Lebhaftigkeit ungemein zu. Wenn man die Thiere um diese Zeit im Käfig beobachtet, so bemerkt man, dass ihr Hinterkörper selten in Ruhe sich befindet; die geringste Bewegung derselben genügt, um durch den Contact mit dem Stroh des Lagers das heftigste Strampeln mit den Beinen zu veranlassen, so dass, wenn sich die Thiere, wie oben beschrieben, mit den Flügeln und dem Schnabel fortbewegen, die Beine sich dabei in der heftigsten Action befinden und man fast versucht wäre, an eine unvollkommene Durchschneidung zu denken. Diese Erscheinung ist schon Schiff wohlbekannt gewesen, und ist derselbe der Ansicht, dass es in Folge der äusserst heftigen Reflexe schwerer sei, einen Vogel mit durchschnittenem Rückenmark am Leben zu erhalten, als einen, dessen Rückenmark von der Schnittwunde abwärts zerstört ist,[1] was ich nicht behaupten kann, da ich eine meiner Tauben fast ein ganzes Jahr, die übrigen aber durch Wochen und Monate am Leben erhielt.

---

[1] Lehrbuch der Physiologie 1858, S. 196.

auf dem Rücken liegend fressen; man kann dann an den freien Extremitäten bequem experimentiren, ohne das Thier weiter zu beunruhigen.

Dreht man eine Taube, deren Beine sich ruhig befinden, rasch aus der gewöhnlichen Lage in die horizontale Rückenlage, so werden dabei die Beine sofort kräftig gestreckt und die Zehen gespreizt; bei der Mehrzahl der Thiere erfolgt dann in der Rückenlage durch einige Zeit fortgesetztes rhythmisches Strampeln, welches aufhört, wenn das Thier in Verticalstellung zurückgebracht wird. Gewöhnlich gehört eine gewisse Geschwindigkeit der Drehbewegungen dazu, um diese Erscheinung hervorzurufen, bei besonders erregbaren Thieren jedoch genügt eine langsame, nur wenige Winkelgrade betragende Drehung, um das Phänomen sichtbar zu machen.

Eine wesentliche Verschiedenheit gegenüber dem Verhalten der Hunde ergibt sich beim Verhalten der beschriebenen Reflexe gegen kräftige sensible Reize. Wie ich schon erwähnt, konnten Goltz und Freusberg die von dem abgetrennten Lendenmark des Hundes beherrschten Reflexbewegungen durch Application von Druck, durch Reizung mit starken faradischen Strömen hemmen, bei der Taube gelingt dies auf keine Weise. Alles was durch solche Manipulationen bewirkt wird, ist das Auftreten von heftigen unregelmässigen Reflexen der Beine und des Schwanzes. Die einzige Hemmungserscheinung, die ich beobachten konnte, ist folgende. Wenn man dem in rhythmischem Strampeln befindlichen Fusse den Finger so nähert, dass im Momente der vollständigen Streckung die Sohle denselben berührt, so steht das Bein sofort still, während das andere, zwar in geringerer Intensität und etwas unregelmässiger als sonst, aber doch unbehindert seine Bewegungen fortsetzt.

Bei den oben erwähnten Drehbewegungen tritt ein anderes merkwürdiges Phänomen hervor, das eine nähere Beschreibung verdient. Wenn man die Taube so in der Hand hält, dass der Rücken nach oben sieht, der Kopf aber höher steht als der Schwanz, und dieselbe nun ruckweise der horizontalen Rückenlage nähert, so tritt bei jeder solchen einzelnen Bewegung kräftiges fächerförmiges Spreizen der Steuerfedern des Schwanzes ein. Dieselben entfernen sich rasch von einander, um ebenso

rasch wieder beim Sistiren der Bewegung zusammenzufallen. Je ausgiebiger die Drehung des Thieres ist, desto ausgiebiger ist auch die Bewegung des Schwanzes, doch genügt schon eine minimale Drehung, um die Erscheinung sichtbar zu machen. Dreht man die Taube langsam und stetig um 90° in die Rückenlage, so erfolgt ebenfalls der beschriebene Reflex. Dreht man das Thier wieder zurück, so dass am Ende der Drehung der Rücken nach oben zu liegen kommt, so erfolgt kein Spreizen der Steuerfedern, sondern nur eine kurze wippende Bewegung des Schwanzes nach oben. Im letzten Falle darf die Drehung nicht zu langsam geschehen. Hält man das Thier horizontal mit dem Rücken nach oben und dreht es rasch um einige Grade, so dass am Ende der Bewegung der Kopf tiefer steht als der Schwanz, so bleiben die Steuerfedern ganz ruhig, dreht man jedoch das Thier aus der schwach (mit dem Kopf nach abwärts) geneigten Lage wieder in die Horizontallage zurück, so erfolgt sofort das zuckungsartige Spreizen der Steuerfedern des Schwanzes.

Bringt man die Taube ziemlich rasch aus einer um fünfundvierzig Grad geneigten Lage (Kopf nach unten) in Verticalstellung (Kopf nach unten), so tritt Spreizen der Steuerfedern ein, jedoch erst in demAugenblicke, wo die Bewegung des ganzen Thieres sistirt wird, dreht man umgekehrt aus der Verticalstellung (Kopf nach unten) um fünfundvierzig Grad in die Neigungslage zurück, so erfolgt abermals Spreizen der Steuerfedern, diesmal aber sofort beim Beginn der Bewegung. Ebenso erfolgt, wenn man das Thier aus der Verticalstellung (Kopf nach unten) in die geneigte Lage dreht, sofort beim Beginn der Bewegung, beim Zurückdrehen in Verticalstellung, beim Sistiren der Bewegung Spreizen der Steuerfedern.

Bevor ich weiter gehe, muss ich nochmals hervorheben, dass sämmtliche beschriebenen Erscheinungen wohl an allen operirten Thieren beobachtet werden können, dass es aber immer nur einzelne Thiere sind, welche dieselben in typischer reiner Weise zeigen, und dass bei diesen wiederum Perioden vorkommen, wo die früher in schönster Form vorhandenen Bewegungen an Ausgeprägtheit verlieren und nichts zurückbleibt, als die gewöhnlichen durch Druck auszulösenden Reflexe, welche allerdings in

unverminderter Lebhaftigkeit bis zum Tode fortbestehen. Ebenso kann man Thiere beobachten, die schon wenige Tage nach der Operation die betreffenden Erscheinungen darbieten, während andere Wochen nach derselben blos spurweise dieselben erkennen lassen. Worin diese weitgehenden individuellen Differenzen begründet sind, die übrigens von Freusberg auch beim Hunde beobachtet wurden, lässt sich wohl am Einzelfall unmöglich nachweisen; wenn man aber die hochgradige Empfindlichkeit des abgetrennten Marks in Betracht zieht, wenn man bedenkt, wie ein schwacher Druck hinreicht, die heftigsten Reflexe auszulösen, wenn man ferner erwägt, dass, wie die heftigen Reflexe bei der Defäcation zeigen, auch Reizungen die von den Eingeweiden ausgehen, einen bedeutenden Einfluss auf den Verlauf der Reflexe ausüben, so begreift man, welche grosse Reihe störender Momente hier in Betracht kommen muss. Die pathologischen Veränderungen, welche man bei längerer Lebensdauer der Thiere am Hinterkörper oft zu beobachten Gelegenheit hat, besonders der durch das Hinschleifen desselben über das Stroh des Käfigs bewirkte partielle oder totale Verlust des Gefieders, wodurch die zarte Haut zahlreichen Excoriationen exponirt wird, die Verunreinigungen desselben bei der Defäcation, sowie ein oft zu beobachtender Catarrh der Cloake lassen die Menge von Reizen ahnen, welche von demselben dem Rückenmark zugeleitet werden. Dass diese, bei der oben erwähnten Eigenthümlichkeit des Taubenrückenmarks, auf kräftige sensible Reize nicht mit Hemmung, sondern mit Umschlag in unregelmässige Reflexe zu reagiren, besonders dahin wirken werden, die letzteren in den Vordergrund zu drängen, ist in hohem Grade wahrscheinlich. Endlich sei noch eines Raçenunterschiedes erwähnt, der bemerkt wurde. Während die hier zu Lande gewöhnlich gezogenen langschnäbligen Tauben sich besser zum Studium der Fussreflexe eignen, zeigen die kurzschnäbligen Arten die Reflexe an den Steuerfedern oft in ausgezeichneter Schönheit.

Bevor ich zu der Analyse der einzelnen Erscheinungen weiterschreite, sei es gestattet, nochmals die wiederholt erwähnte Thatsache hervorzuheben, dass die Beine der Tauben nach der Rückenmarksdurchschneidung fast niemals wie beim Säugethier schlaff herabhängen, sondern stets in einem mehr weniger ausge-

sprochenen Zustand der Innervation sich befinden. Entweder sind beide mässig flectirt oder das eine flectirt, das andere gestreckt, endlich, wie oben bereits erwähnt, in der Rückenlage beide nach hinten gestreckt. Besonders fällt dies auf bei passiven Bewegungen der Beine, wo man einen deutlichen Widerstand fühlt. Es bietet diese Erscheinung, wie ich glaube, ein gutes Beispiel von der Möglichkeit einer vom Rückenmark durch die demselben continuirlich zugeführten sensiblen Reize ausgelösten tonischen Innervation. Ob eine solche auch bei anderen höheren Thieren besteht oder nicht, kann natürlich dadurch nicht entschieden werden. Zu betonen ist nur, dass auch bei der definitiven Beantwortung dieser Frage es nothwendig sein wird, die von Goltz gegebene Regel zu befolgen, erst den nach erfolgter Heilung der gesetzten Wunde eingetretenen Zustand als stationären anzusehen; ferner zu beachten, dass jeder an einem solchen gelähmten Körper gesetzte operative Eingriff, wie er bei der etwaigen Anwendung messender Methoden nothwendig wäre, als intensiver sensibler Reiz wiederum die Erregbarkeit des Rückenmarksstumpfes zu beeinflussen im Stande ist.

Wenn wir nun die an den Unterextremitäten beschriebenen Bewegungserscheinungen ins Auge fassen, so ist auf den ersten Blick so viel klar, dass wir es hier mit antagonistischen Reflexen zu thun haben, welche in dem Lendenmarke der Taube ihr nächstes Centrum besitzen. Die reflectorische sowohl, als die scheinbar spontane Innervation der Beugemuskeln des einen Beines ruft gleichzeitig Streckung des anderen hervor. Man sieht ferner leicht, dass diese Bewegungscombination in nächster Beziehung steht zu der gewöhnlichen Gangart der Taube, und dass man es hier mit einem im Lendenmark localisirten Bewegungscomplex zu thun hat, der nur einer einfachen Innervation vom Grosshirn des intacten Thieres bedarf, um mechanisch abzulaufen. Wie schon früher erwähnt wurde, hat schon Johannes Müller und später Schröder van der Kolk ähnliche Ansichten bezüglich der Functionen des Rückenmarks aufgestellt. In neuerer Zeit wurde auf Grund anatomischer Untersuchungen von Meynert darauf hingewiesen, dass die „Entstehung zweckmässiger Bewegungsformen nicht von der Erfindungsgabe oder der intelligenten Nachahmung der Thiere abhängig gemacht sei,

sondern dass sie zwingend durch die anatomische Anordnung der motorischen Bahnen zu Stande komme".[1] Während Meynert diese Anschauung hauptsächlich für die grossen Ganglien der Haube entwickelt hat, wurde von Exner neuestens wiederum die Ansicht ausgesprochen, dass der Ort, wo diese Bewegungscombinationen zu suchen seien, das Rückenmark ist. Er ist der Ansicht, dass die verschiedenen Gangarten der Thiere zeigen, dass diese Bewegungscombinationen im Organismus vorgebildet sind. Hier könne man sehen, dass der Ort, an welchem die Innervationen zu diesen Bewegungscombinationen gesetzt werden, das Rückenmark ist, denn der geköpfte Frosch macht noch seine Sprungbewegungen, das geköpfte Huhn seine Lauf- und Flugbewegungen, das geköpfte Kaninchen die Galoppbewegungen. „Das Gehirn scheint also wenigstens bei diesen Thieren jene Bewegungscombinationen im Rückenmarke fertig auszulösen.[2]

Die Ansicht, dass es der zur Gangart des Thieres erforderliche Bewegungscomplex sei, der hier reflectorisch erzeugt wird, könnte dem Einwurf begegnen, dass die von Freusberg an Hunden beobachteten Erscheinungen nicht jene Regelmässigkeit zeigten, wie die bei den Tauben beschriebenen. Dem gegenüber ist zu erwähnen, dass von den von Freusberg ausführlich beschriebenen zwei Hunden der eine die Bewegungen in typischer Weise zeigte, dass ferner bei seinen Thieren der Ischiadicus am Oberschenkel einseitig durchschnitten war, was für den Ablauf der Erscheinungen nicht gleichgiltig sein dürfte, dass endlich der Hund ein vierfüssiges Trabthier ist, dessen Gehmechanismus über ein grösseres Stück Rückenmark ausgebreitet liegt, zu dessen vorwurfsfreier Prüfung es nöthig wäre, einen durch längere Zeit erhaltenen Rückenmarksstumpf zu besitzen, in dem auch die Halsanschwellung enthalten ist. Jedenfalls ist die Trennung des ganzen Gehmechanismus in zwei Theile kein für den gleichmässigen Ablauf der Gehbewegungen gleichgiltiger Eingriff. Ich selbst habe übrigens im Jahre 1880 zwei Hunde mit durch-

---

[1] Beiträge zur Theorie der maniakalischen Bewegungserscheinungen. Archiv für Psychiatrie 1869.

[2] Hermann's Handbuch der Physiologie. II.

schnittenem Rückenmark durch längere Zeit am Leben erhalten, welche beide die fraglichen Bewegungen aufs Schönste zeigten. Bei dem einen erfolgten sie in der Weise, dass, während z. B. der linke Fuss sich langsam beugte, der rechte sich ganz ruhig verhielt, gegen das Ende der Streckung des linken jedoch der rechte langsam in Flexion überging. Die Gesammtzahl dieser Bewegungen betrug etwa sechzig in der Minute. Bei dem zweiten erfolgten die Bewegungen so, dass, wie bei Freusberg's erstem Hund und bei den Tauben mit der Beugung des einen, Streckung des anderen Fusses erfolgte und umgekehrt. Der Rhythmus der Bewegungen war hier ein rascherer, er betrug bis hundertundzwanzig in der Minute. Es scheinen also die Differenzen zwischen Taube und Hund überhaupt nicht so bedeutend zu sein.

Solche Bewegungscombinationen kommen zweifelsohne in vielen Variationen im Thierreiche, nach der verschiedenen Art und Weise der Ortsveränderung, welche bei der betreffenden Thierspecies im Gebrauch ist, vor und wäre eine solche Untersuchung bei ausreichendem Material von hohem Interesse. Schon die Frage, ob bei den Vögeln, welche hüpfen, die Bewegungen nach Rückenmarksdurchschneidung einen anderen Charakter annehmen, als bei den schreitenden Vögeln, ob ferner bei den Schwimmvögeln, bei Application des adäquaten Reizes, wenn ich mich so ausdrücken darf, also beim Schwimmen des Thieres auf dem Wasser, sich der Bewegungstypus ändert, wäre der Beantwortung werth. Die spärlichen Versuche, die ich in dieser Hinsicht (an Enten) angestellt habe, führten wegen zu frühzeitigen Todes der Versuchsthiere leider zu keinem Resultate.

Die Frage, ob solche Bewegungscombinationen angeboren oder erst erworben sind, hat Luchsinger [1] für die gekreuzten Reflexe bei *Salamandra maculata* im ersteren Sinne beantwortet, und es ist sehr naheliegend, für Thiere, welche sofort nach der Geburt im Vollbesitze ihrer Locomotionsbewegungen sind, so z. B. die Hufthiere, das Huhn, dieselbe Annahme zu machen. Ob solche Bewegungscombinationen von Thieren, welche in einem weniger reifen Zustande geboren werden und erst später den Vollbesitz derselben erlangen, wie z. B. die Raubthiere, der

---

[1] Archiv für Physiologie 1880.

Mensch, von den Vögeln die Nesthocker, gelernt werden müssen, oder ob deren Ausführung nur verzögert erscheint, bis mit der vollkommenen Ausbildung des unentwickelt geborenen Körpers auch das Centralnervensystem seine volle Entwicklung erlangt, lässt sich ohne eingehende Detailuntersuchungen in allgemein giltiger Weise nicht entscheiden; indess haben interessante Versuche von D. A. Spalding an noch nicht flügge gewordenen Vögeln gelehrt, dass wenigstens diese Thiere, sobald sie ihre körperliche Reife erlangt haben, im Vollbesitze der zu ihrer Ortsbewegung nöthigen Bewegungscombinationen sind, ohne dieselben erst lernen zu müssen,[1] so dass auch hier die Lehre von „dem unbewussten Gedächtniss des motorischen Nervensystems (Hering)[2]“ seine Giltigkeit hat.

Wenn wir uns nun fragen, welches die Erregungsursachen der beschriebenen rhythmischen antagonistischen Reflexe sind, so hat Freusberg, wie schon erwähnt, versucht, die Impulse sowohl zu diesen Bewegungen, als deren Hemmung durch eine Erregung dessen, „was wir als Muskelgefühl bezeichnen“, zu erklären. Die Auslösung derselben soll durch die beim Aufheben der Thiere entstehende Zerrung der Muskulatur der herabhängenden Beine, die Hemmung bei Fixation der strampelnden Beine, durch das dem Centralorgan als sensibler Reiz signalisirte Missverhältniss zwischen Contractionszustand und Innervation des fraglichen Muskels bewirkt werden.

Von den zur Verfügung stehenden Hypothesen, welche zur Erklärung der Erscheinungen herbeigezogen werden können, ist, da einer exacten experimentellen Prüfung der fraglichen Ursachen am Rückenmark der Taube sich grosse Schwierigkeiten entgegenstellen, die von Freusberg aufgestellte zweifellos am acceptabelsten, wenn wir, ohne den Ausdruck „Muskelgefühl“ zu gebrauchen, der uns einerseits zu weit auf das vielumstrittene Feld der sensorischen Functionen des Rückenmarks, andererseits in das ebenfalls angefochtene Gebiet der Muskelsensibilität zu

---

[1] Citirt bei C. Bastian: Das Gehirn als Organ des Geistes, 1882, S. 191.

[2] Über das Gedächtniss als eine allgemeine Function der organisirten Materie. Lotos 1871. S. 42.

führen scheint, annehmen, dass es centripetale, nach dem Contractionszustande der Muskeln der betreffenden Extremität wechselnde, von den sensiblen Nerven der Haut, der Gelenke und der Fascien dem Centralorgane zugesandte Erregungen sind, welche die Ursache der fraglichen Bewegungen darstellen.

Bei den einzelnen Momenten der beim Gehact in Wirksamkeit tretenden Lageänderungen der Extremitäten müssen die sensiblen Erregungen, welche dem Centralorgan zuströmen, jeden Augenblick wechseln; die über dem vorher flectirten Gelenk erschlafften Hautpartien gerathen über dem gestreckten in grössere Spannung, und ebenso muss der Erregungszustand der etwaigen sensiblen Gelenksnerven bei den Bewegungen des Gelenks analoge Veränderungen eingehen, so dass der vollkommenen Flexion eine bestimmte Summe bestimmt gruppirter sensibler Erregungen entspricht und ebenso der Extension. Nun hat schon Schröder van der Kolk im Jahre 1847 darauf aufmerksam gemacht, dass wenn ein Rückenmarksnerv Bewegungsäste an Muskeln abgibt, seine Gefühlsäste nach jenem Theile der Haut verlaufen, welcher durch die nämlichen Muskeln bewegt wird, [1] und die Ansicht ausgesprochen, dass zwischen den Gefühls- und Bewegungsfasern des nämlichen Nervenstammes eine engere centrale Verbindung bestehen muss, eine Ansicht, die er durch microskopische Beobachtungen am Rückenmark zu stützen wusste. Es wird demnach verständlich, dass bei der künstlichen Erregung der bei der Flexion erregten sensiblen Nerven, also bei der passiven Flexion, wie wir es oben beschrieben, am gut erregbaren Rückenmarksstumpf reflectorisch Flexion derselben Extremität ausgelöst wird. Für die antagonistisch erfolgende Extension der anderen Extremität können wir natürlich nur in einem anatomisch vorgebildeten Reflexmechanismus eine Erklärung suchen. Eine Analogie für die bei diesen Bewegungen durch verschieden gestaltete sensible Reize ausgelösten rhythmischen Reflexe finden wir vielleicht in dem von Hering und Breuer nachgewiesenen Einfluss der Reizung der pulmonalen Vagusenden beim Spannungswechsel des Lungengewebes auf die Respirationsbewegungen.

---

[1] l. c. S. 7.

Besonders hervorzuheben ist noch der Umstand, dass es nur schwache Reize sind, durch welche die oben erwähnten Bewegungen ausgelöst werden können, während starke nur unregelmässige zur Folge haben. Es steht dies in bester Übereinstimmung mit den von Luchsinger für die Trabreflexe ermittelten Thatsachen. Auch hier am frisch decapitirten Thier gelingt es nur durch milde Reize, passive Bewegung, sanftes Reiben, schwache elektrische Reizung der Nerven die regelmässigen „Gewohnheitsreflexe" auszulösen, während stärkere Reize nur die seit langer Zeit bekannten „pathischen" Reflexe hervorrufen.[1] Bezüglich der ersten erregenden Ursache der scheinbar spontan erfolgenden Bewegungen wüsste ich der Ansicht Freusberg's, dass es die beim Aufheben des Thieres durch die passiven Lageänderungen der Extremitäten bedingten sensiblen Erregungen sind, keine bessere zu substituiren.

Wenn das Verständniss der an den Beinen der Taube zu beobachtenden Bewegungserscheinungen keine unüberwindlichen Schwierigkeiten darbietet, so muss ich gestehen, dass das zweite beschriebene Phänomen, die Bewegungserscheinungen an den Steuerfedern des Schwanzes und der Beine bei Drehungen des Thieres um die Horizontalaxe bis jetzt eines jeden Erklärungsversuches spottet. Wenn man die Bewegungen einer intacten Taube beobachtet, die auf einer schmalen Unterlage, etwa einer horizontalen Stange balancirt, so sieht man sofort, dass alle diese Manöver des Schwanzes zur Erhaltung des Gleichgewichtes benützt werden. Dass solche Gleichgewichtsbewegungen unabhängig vom Grosshirn, also der Intelligenz, maschinenmässig an die tiefer gelegenen Partien der Centralorgane gebunden sind, hat schon Goltz für den Frosch nachgewiesen und Rosenthal auch an der enthirnten Taube ähnliche Beobachtungen gemacht.[2] In einer besonders für Vorlesungsversuche sehr geeigneten Weise lässt sich dies folgendermassen demonstriren. Setzt man eine Taube, deren Grosshirnhemisphären vollständig entfernt sind, auf eine horizontal ausgespannte Schnur und versetzt dieselbe dann in Schwingungen, so duckt sich die Taube ohne den

---

[1] Pflüger's Archiv 1882, S. 63.

[2] Med. Centralblatt 1868.

geringsten Fluchtversuch vor allem nieder, um nun auf diese unfreiwilligen Schaukel in höchst geschickter Weise zu balanciren. Da die Bewegungen des Thieres selbst hinreichen, um die Schnur in constanter Schwingung zu erhalten, dasselbe auch, wie erwähnt, keinen spontanen Fluchtversuch macht, so kann das Experiment auf eine beliebig lange Zeit ausgedehnt werden. Wenn man nun die Taube während dieser Schwingungen beobachtet, so sieht man, dass der Körper anscheinend ruhig, der Schwanz hingegen in einer mit uhrwerkartiger Regelmässigkeit erfolgenden Thätigkeit sich befindet. Beim Beginn jedes Vorschwingens wird derselbe sofort gespreizt und nach vorne gewippt, beim Rückschwung geschlossen und am Ende desselben kräftig nach oben geschlagen. Dabei bemerkt man bei genauerem Zusehen, dass beim Rückschwung der Körper der Taube um die Horizontalaxe eine leichte Drehung mit dem Kopfe abwärts beim Vorschwung im entgegengesetzten Sinne ausführt. Hat man den Versuch durch längere Zeit fortgesetzt — ich habe dies oft über eine Stunde gethan — und fixirt man plötzlich die Schnur oder setzt die Taube rasch auf den Boden, so erfolgen fünf bis sechs rasche Vor- und Rückwärtsneigungen des Thieres, jede begleitet von den entsprechenden Bewegungen der Steuerfedern des Schwanzes, also ein Fortbestehen der zur Erhaltung des Gleichgewichtes nöthigen Bewegungen nach Sistiren der veranlassenden Bewegung. Es erhellt hieraus, dass die beschriebenen Bewegungen der Steuerfedern des Schwanzes als zur Erhaltung des Gleichgewichtes der Thiere dienende Reflexbewegungen aufgefasst werden müssen, Bewegungen, für welche man bei einem so ausgezeichneten Flugthier, wie die Taube, einen hohen Grad von Empfindlichkeit und Präcision erwarten darf. Die Frage aber zu beantworten, welcher Art die Reize sind, welche nach Rückenmarksdurchschneidung bei oft so minimalen Lageveränderungen des Thieres im Stande sind den erwähnten Reflex hervorzurufen und, wo ihr Angriffspunkt sich befindet, zu bestimmen, bin ich nicht im Stande. Es ist nicht der Luftdruck, der etwa bei der Bewegung des Thieres die Steuerfedern passiv bewegt und dadurch sensible Reize setzt, dazu sind die Bewegungen, bei denen dieselben schon auftreten, zu wenig ausgiebig, während kräftige Luftströmungen gegen die Unterfläche des Schwanzes gerichtet, sowie selbst mässige passive Bewegungen

der Steuerfedern keinen Erfolg haben. Es ist auch nicht der etwa auf den Unterleib ausgeübte Druck der Hand, der zur Erklärung herbeigezogen werden könnte, denn man kann das Thier an den Flügeln halten, man kann es ferner auf einem Brettchen so befestigen, dass der gelähmte Hinterkörper sich ganz frei befindet oder auch den Versuch so anstellen, dass man das Thier auf die flache Hand legt und dieselbe vor- und rückwärts neigt, das Resultat ist immer dasselbe. Will man nun nicht die gewagte Annahme machen, dass das Rückenmark direct von der Lageveränderung als solcher beeinflusst werde, so bliebe noch die Möglichkeit übrig, dass es Lageveränderungen der Eingeweide sind, welche den Ausgangspunkt der Erregung bilden. Bei der grossen Intensität, mit welcher der ganze Complex der Bewegungen des Schwanzes und der Beine von der Schleimhaut der Cloake ausgelöst werden kann, wird diese Möglichkeit vorläufig nicht ganz von der Hand zu weisen sein.

Zum Schlusse muss ich noch erwähnen, dass ich mich in sämmtlichen Fällen, welche die Bewegungen in deutlicher Weise zeigten, durch Eröffnung des Wirbelcanals und Herausnahme des Rückenmarks nach dem Tode von dem Vorhandensein einer vollständigen Rückenmarkstrennung überzeugte. Da auch noch die Möglichkeit einer eingetretenen Regeneration in Betracht gezogen werden musste, so habe ich in den Fällen, wo die Rückenmarksstümpfe durch eine bindegewebige Narbe verbunden erschienen, diese in eine Reihe feiner Längsschnitte zerlegt und microskopisch untersucht. In keinem Falle konnten auf etwaige Regeneration deutende Befunde gemacht werden. In einer Anzahl von Fällen, wo das Glüheisen angewendet worden war, war eine Wucherung des Knochengewebes eingetreten und es erschienen die Rückenmarksstümpfe durch eine mächtige Knochenneubildung getrennt, welche jeden Gedanken an die erwähnte Möglichkeit ausschloss.

Die mitgetheilten Beobachtungen enthalten noch viel des Räthselhaften und Unerklärlichen und sind weit entfernt, das tiefe Dunkel, welches die Functionen des Centralnervensystems noch immer deckt, nach einer bisher unbekannten Richtung zu erhellen; doch scheinen sie mir auf die Thatsache, dass das Rückenmark auch als in hohem Grade selbstständiges motorisches

Centralorgan zu fungiren im Stande ist, ein so klares Licht zu werfen, dass ich deren Mittheilung für berechtigt hielt. Wenn auch schon im Jahre 1859 Schröder van der Kolk den Ausspruch thun konnte: „Der Grund der coordinirten Muskelwirkung liegt also, wie Volkmann mit Recht vermuthete, im Rückenmark, und ich habe es immer nicht begreifen können, warum man diese Coordination dem kleinen Gehirn hat zuweisen wollen",[1] so liegen für diese Thatsache für die höheren Thiere wenigstens bis jetzt noch so wenig experimentelle Beobachtungen vor, dass deren Vermehrung noch immer angezeigt erscheint.

---

[1] l. c. S. 68.